中華農業研究（Jour. Agric. Res. China）36(2)：125～136（1987）

大粒水稻之遺傳研究

Ⅲ.穀產量、生物產量及收穫指數之遺傳[1]

郭益全　劉清[2]

摘要：以Griffing及Jinks-Hayman氏等兩套全互交分析方法，分析包括親本與正反交組合之9×9全互交材料，以探討水稻單株穀產量、生物產量及收穫指數之遺傳行為。此三個性狀親本間之遺傳變異均極大，此變異係由累加性與顯性效應所引起，除收穫指數為累加性效應約等於顯性應外，餘2性狀之顯性效應均顯著地大於累加性效應。三個性狀之一般組合力與特殊組合力效應均存在，而一般組合力又較特殊組合力重要，其比率約為4：1。被報告三性狀均發現有細胞質效應。經由迴歸與變方分析估得三性狀之顯性程度為超顯性。正負等位基因在親本間之分佈三性狀均不等。單株穀產量及收穫指數等兩性狀之顯性基因數等於隱性基因數；而生物產量之顯性基因數則多於隱性基因數。經藉迴歸圖析及親本顯性次序判定，指出穀產量少者為顯性，餘兩性狀之顯性方向為雙力向。估得三性狀之狹義遺傳率均低。

作物之收穫指數（harvest index）有稱轉移係數（migration coefficient）[29]者，有稱效率係數（effectiveness coefficient）[26]者，係指具經濟價值的產量（economic yield）與生物產量（biological yield）之比值[13]。然就禾穀類作物而言，具經濟價值的部位通常指穀粒；而生物產量則僅指地上部藁草與穀粒之總重（不含根）[13]。一般，老舊之傳統品種均呈莖粗、葉大而下垂、穗少或小，生物產量雖高，但收穫指數則甚低；近代之改良品種則短稈、葉片狹而直立、穗多，生物產量雖不見得比傳統品種高，但收穫指數則均遠高於傳統品種[5,13]。研究報告指出，在許多禾穀類作物品種比較試驗中，均發現收穫指數與穀產量呈正相關[5,28]；而穀產量（經濟產量）與植株乾重（生物產量）間雖為正相關，但相關係數往往甚低而未具統計意義。故有人推斷作物栽培品種經濟產量之高低主要依各該作物光合作用淨乾物產量（即生物產量）之分配率（即收穫指數）而定。亦即高產品種並非具有較强之光合能力及較高之淨光合產物，而是該品種能將所獲之淨光合產物充分地轉分配到具經濟價值之植物體部份[21]。因此Nicoporvic[25]認為收穫指數就某種角度言，可為作物生物效率之有效指標。故而，能有效地將植株同化產物轉移至穀粒，而甚少殘積在藁草部份之理想株型，即高收穫指數者，應是育種家所追求之目標。而Donald and Hamblin[13]之歸納論證，建議生物產量及收穫指數為禾穀類作物育種選拔之兩個簡單而有效之選拔指標。郭[1]探討水稻臺農67號之產量潛能，建議豐產稉稻之選拔目標初步應著重在生物產量較重及一株穗數較多之重點上，而後吾人再從中選取高收穫指數之單株。實際之例證發現，近年來育成水稻、小麥及大麥等作物新品種之乾物質之配置情形與傳統品種不同，更佐以重氮肥之施用及病蟲害之有效防治，使許多新育成之禾穀類作物之收穗指數大幅提高[5]。亦即由此理論與實際文獻之論定可知，生物產量及收穫指數是禾穀類作物豐產育種之兩個重要選拔指標。

1.臺灣省農業試驗所　研究報告第1331號。

2.臺灣省農業試驗所農藝系助理研究員及前研究員（現臺灣大學教授）。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

在臺灣，水稻大粒種源之利用被認爲提高現階段稻作單位面積產量之可能方法之一[30,31]。但現存水稻大粒種源往往集團乾物質產量較少[11,31]，其或爲一穗穎花數少[11,1819,31]、或屬穗數少[11,31]、或係植株高大易倒伏[14,19]，很難直接利用。爲提供水稻大粒品種選育之基礎遺傳知識，乃進行本項研究。前文[2,3]已陸續報導抽穗期、株高、每株穗數、一穗穎花數及穀粒性狀之遺傳行爲，本文則報告單株穀產量、生物產量及收穫指數之遺傳。

材料與方法

全互交親本計有越光、豐錦、臺農67號、臺中65號、GP199、Pegonil、Khaokhaonio、Pb及Nakkhaongo等 9 個水稻品種。其包括正反交之72個F_1組合及 9 個親本於1984年一期作被培植於本所萬豐試驗農場。田間規劃係採用逢機完全區集（RCBD），2 重覆。每小試區插植 5 行，每行12株，單本植。行株距25×25cm。肥料用量 N-P_2O_5-K_2O依次爲 80-40-50kg/ha。詳細之收穫、調製及調查方法詳述於前報[2]。9 個全互交親本於 1984 年一期作之單株穀產量、生物產量及收穫指數之表現示於表 1。又本文所稱單株穀產量係試區平均單株穀產量之謂。

Table 1. Mean values of grain yield, biological yield and harvest index of nine parental cultivars of rice

Rerents	Grain yield (g)	Biological yield (g)	Harvest index (%)
Koshihikari	22.60	46.97	48.00
Toyonishiki	23.46	42.28	55.50
Tainung No. 67	25.83	51.71	49.95
Taichung No. 65	24.95	51.69	48.26
GP 199	8.26	43.58	18.95
Pegonil	20.15	37.31	54.00
Khaokhaonio	16.95	43.67	38.80
Pb	15.89	44.52	35.69
Nakkhaongo	15.01	38.39	39.10

全互交各遺傳介値之分析與估算係按Jinks氏[20]及Hayman[16,17]之理論進行；一般及特殊組合力等則仿Griffing氏[15]之Method I 估算；廣義及狹義遺傳力之估算則照 Mather and Jinks氏[23]之公式計算。Griffing 氏與 Jinks-Hayman 等兩類全互交表變方分析結果之變因成分對照則按 Mather and Poysa氏[24]之研究排列之。其中，收穫指數因係百分數，在進行各項統計運算時，曾加 $\sin^{-1}$ 轉換。

結　　果

9 個全互交親本單株穀產量、生物產量及收穫指數等三性狀Wr—Vr值之純質性測驗（homogeneitg test）均不顯著（數據未列出），表示本試驗資料符合Hayman氏[17]之簡單累加性—顯性模式（simple additive-dominance Model）。但此 9 個親本上述三性狀親—子共變方（parent-progeny covariance, Wr）依親本變方（Vr）而變之迴歸圖析中，則發現此三性狀 Wr 依 Vr 而變之迴歸直線的斜率異於單位斜率 1，而近於 0。顯示本試驗之資料存在有①非等位基因間之交感作用（non-

allelic interaction），即有上位性作用（epistasis）；②親本間基因分布不獨立（即可能有連鎖現象）。即此 9 個全互交親本之單株穀產量、生物產量及基穫指數等三性狀之資料並未能符合Hayman氏[17]之遺傳假說。經將 9 親本中之GP199與Khaokhaonio等兩親本及彼等有關組合捨棄不用，經重新分析後，此 7 全互交親本這三性狀之 Wr—Vr值純質性測驗仍不顯著（值未列出），但 Wr 依 Wr 而變之迴歸直線的斜則近於單位斜率 1 而異於 0（如圖 1）。表示本 9 親本全互交資料經刪除其中兩親本及其有關資料後，此 7 × 7 之全互交資料已能符合 Hayman氏[17]之之大部份前提，故再估算此 7 個親本此三性狀之全互交表變方分析、遺傳成分、遺傳系統及一般與特殊組合能力，並與 9 親本之估算結果併列成表 2 、表 4 及表 5 。綜覽這些表發現 9 親本之該驗資料雖有若干未能符合Hayman氏遺傳前提之現象，但估得之遺傳成分在 9 親本與 7 親本間之顯著情形頗爲一致。

被評估之單株穀產量、生物產量及收穫指數等三個性狀之Griffing氏的一般組合力（GCA）、特殊組合力（SCA）及正反交效應之均方與Hayman氏對應之 a變因、b變因及c與 d變因等之均方皆顯著。進一步就 7 親本之資料而言，穀產量之GCA與 SCA均方之比值約爲 3 ： 1 ，a變因與b變因之比值亦約爲 3 ： 1 ；生物產量與收穫指數之GCA與 SCA及a變因與b變因之比值則均約 4 ： 1 。此顯示此三性狀之一般組合力效應均大於特殊組合力，或親本間遺傳變異之效應大於親本間之顯性效應。而雌親之細胞質效應亦可能影響到此 7 × 7 全互交組合此三性狀之表現。

Table 2. Griffing and Hayman analyses of varince of yield, biological yield and harvest index in diallel crosses of rice.

Traits	Grtiffing					Hayman				
	Source	df		Mean square		Source	df		Mean square	
		Seven-parent	Nine-paren	Seven-parent	Nine-parent		Seven-parent	Nine-parent	Seven-parent	Nine-parent
Grain yield	Block	1	1	—	—	Block	1	1	—	—
	Genotype	48	80	—	—	Genotype	48	80	—	—
	GCA	6	8	40.18**	157.64**	a	6	8	80.36**	315.30**
	SCA	21	36	12.57**	22.11**	b	21	36	25.15**	44.22**
						b_1	1	1	58.57**	158.40**
						b_2	6	8	19.78**	31.30**
						b_3	14	27	25.06**	43.81**
	Reciprocal	21	36	5.79**	4.89**	c	6	8	2.97*	9.25**
						d	15	28	15.03**	9.94**
	Error	48	80	—	—	Error	43	80	—	—
Biological yield	Block	1	1	—	—	Block	1	1	—	—
	Genotype	48	80	—	—	Genotype	48	80	—	—
	GCA	6	8	66.84**	53.84**	a	6	8	133.67**	107.69**
	SCA	21	36	16.70**	28.73**	b	21	36	33.41**	57.46**
						b_1	1	1	15.75ns	10.13ns
						b_2	6	8	33.97**	41.16**
						b_3	14	27	34.22**	63.12**
	Reciprocal	21	36	15.68**	14.95**	c	6	8	14.43**	19.80**
						d	15	28	38.12**	32.78**
	Error	38	80	—	—	Error	43	80	—	—
Harvest index	Block	1	1	—	—	Block	1	1	—	—
	Genotype	48	80	—	—	Genotype	48	80	—	—
	GCA	6	8	168.19**	790.92**	a	6	8	336.38**	1,581.84**
	SCA	21	36	41.16**	84.53**	b	21	36	82.32**	169.06**
						b_1	1	1	7.36ns	12.52ns
						b_2	6	8	63.24**	125.62**
						b_3	14	27	84.42**	169.21**
	Reciprocal	21	36	15.15**	14.92**	c	6	8	18.77**	26.30**
						d	15	28	34.92**	30.85**
	Error	43	80	—	—	Error	43	80	—	—

而此三性狀之顯性效應，就單株穀產量言係由平均顯性效應（或單方向顯性之效應，b_1變因顯著）、遺傳基因頻度不等時之顯性效果（b_2變因顯著）及特殊顯性效果（或不歸諸於 b_1及b_2之各基因間之交感效應所呈現之顯性效應，b_3變因顯著）等綜合而成之效應；而生物產量及收穫指數之顯性效應則均僅由遺傳基因頻度不等時之顯性效果及特殊顯性效果等兩類效應之綜合效果。由知，此三性狀雖均具顯性效應，但此顯性效應之組成則單株穀產量者與生物產量及收穫指數者略有不同。

越光等 7 個親本之一般及特殊組合力效應如表 2。由表知，越光（P 1）穀產量與生物產量之一般組合力皆呈負值；特殊組合力概爲與豐錦（P 2）與Nakkhaongo（P 7）等兩品種雜交時呈正值，餘均爲負值，恰與越光各類米飯物理特性之一般與特殊組合能力效應之表現相仿[4]，顯示越光這品種雖爲食用品質頁佳之品種，但擬經由與越光雜交，以獲致豐產頁質後裔之機率並不大。

Table 3. Estimates of Griffing's general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) effects for grain yield, biological yield and harvest index in a 7 X 7 diallel crosses of rice.

Traits	Parents	GCA effects	SCA effects					
			2	3	4	5	6	7
Grain yield	P1	− 0.09	0.06	− 2.66	− 0.92	0.21	− 0.99	0.63
	P2	3.17	—	0.75	1.11	0.89	− 0.99	− 0.00
	P3	0.76		—	3.75	− 4.29	− 0.63	− 1.91
	P4	0.34			—	− 2.23	− 4.10	− 1.77
	P5	− 0.73				—	3.09	0.03
	P6	− 1.65					—	3.54
	P7	− 1.79						—
Biological yield	P1	− 1.23	1.04	− 4.61	− 3.93	− 0.56	− 0.68	2.93
	P2	0.38	—	− 1.23	0.97	2.60	− 2.47	1.19
	P3	3.98		—	3.82	1.13	− 1.16	1.93
	P4	1.48			—	− 1.22	− 3.75	− 1.00
	P5	− 2.63				—	3.34	− 4.23
	P6	− 0.85					—	2.15
	P7	− 1.13						—
Harvest index	P1	0.02	− 0.02	− 0.03	0.04	0.03	− 0.04	− 0.05
	P2	0.16	—	0.06	0.03	− 0.02	0.02	− 0.02
	P3	− 0.06		—	0.12	− 0.29	0.01	− 0.14
	P4	− 0.02			—	− 0.09	− 0.16	− 0.08
	P5	0.03				—	0.09	0.11
	P6	− 0.06					—	0.14
	P7	− 0.06						—

Parental arrays : 1-Koshihikari, 2-Toyonishiki, 3-Tainung No. 67, 4-Taichung No. 65, 5-Pegonil, 6-Pb, 7-Nakkhaongo.

表4顯示本研究複合性狀單株穀產量之累加性（D）與顯性（H_1-H 及 h_2）等遺傳成分均極顯著地異於零，表示累加性與顯性效應對水稻穀產量之表現至爲重要。D-H_1 爲負值，且達5％之顯著水準，指出支配單株穀產量之有關基因的顯性效應顯著地大於累加性效應。本性狀之 F成分值與零之差異不顯著，因知參試全互交親本支配單株穀產量之遺傳體系中，顯性等位基因數等於隱性等位基因數。H_1成分與H_2成分值存有若干差異，其$H_2/4H_1=0.20$（表5），異於極限值0.25（按即當$u=v=0.5$，則$uv=0.25$），故知 $H_2 \neq H_1$，此亦即表親本間有關單株穀產量基因之正與負等位基因平均頻度在親本間之分布不均勻或不等。環境效應（E）爲正值，但其值甚小與零無顯著差異存在，表示本研究進行中，已知或未知之環境因子之局部控制尚稱良好，重覆間單株穀產量之差異極微。經藉迴歸圖解與變方分析兩法估得本性狀之平均顯性程度值 $(H_1/D)^{1/2}$ 均大於1（表5），親一子共變方（Wr）依親本變方（Vr）而變之迴歸直線切Wr軸於原點下方（圖1），凡此指出參試全互交親本支配單株穀產量之有關基因係呈超顯性。本性狀親本顯隱基因總數之比值〔kd/kr〕略大於1，初步認爲本性狀有關基因羣中，顯性基因之總數可能略多於隱性基因之總數，經參照本性狀不顯著之 F值（表4）所蘊含之支配單株穀產量之遺傳體系中，顯性等位基因數等於隱性等位基因數之結果，認定本研究參試材料關係單株穀產量之基因羣中，顯性基因之羣數應等於隱性基因之羣數。供試全互交親本單株穀產量之序列親本均值（Yr）與對應之親本顯性次序（Wr+Vr）值成顯著之正相關，按當高值（high score）親本（即具最多增量基因者）有最低之（Wr+Vr）值（即具最多之顯性基因）時，Yr與（

Table 4. Estimates of genetical components of variance and their standard deviations for grain yield, biological yield and harvest index in a diallel crosses of rice.

Genetical component	Grain yield		Biological yield		Harvest index	
	Seven-parent	Nine-parent	Seven-parent	Nine-parent	Seven-parent	Nine-parent
D	16.78** ±3.15	30.91** ±6.73	33.21** ±3.45	23.65** ±9.77	53.94** ±15.94	127.01** ±29.83
H_1	30.60** ±7.57	54.85** ±14.86	40.92** ±8.05	67.90** ±21.57	102.21** ±37.89	215.044** ±65.83
H_2	23.96** ±6.67	43.10** ±12.77	30.00** ±7.10	53.45** ±18.54	80.33* ±33.39	166.99** ±56.69
h^2	14.05** ±4.48	31.07** ±8.56	3.76ns ±4.77	6.14ns ±12.42	40.50ns ±33.39	60.83ns ±37.91
F	12.10ns ±7.55	7.74ns ±15.70	24.52* ±12.03	26.58ns ±22.80	28.04ns ±37.76	0.47ns ±49.58
E	0.60ns ±1.11	0.56ns ±2.13	1.70ns ±1.18	2.00ns ±3.09	0.99ns ±5.56	1.03ns ±9.43
D-H_1	−13.82* ±6.57	−23.93ns ±12.62	−8.71* ±3.99	−44.25** ±18.33	−48.27ns ±32.89	−88.03ns ±55.93

**, *··Statistically significant at 1% and 5%probability levels, respectively.
ns : Non-significant.

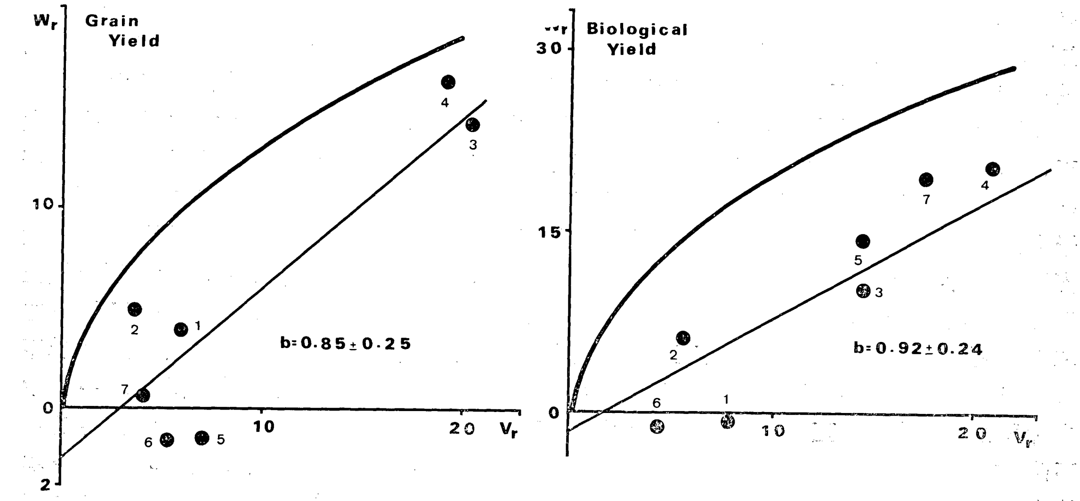
Wr+Vr）之相關爲負値；而當高値親本（即具最多增量基因者）有最高之（Wr+Vr）値（即具最少之顯性基因）時，Yr與（Wr+Vr）値之相關爲正値[23]。故知，單株穀產量較高之親本，伴隨隱性基因數之增加。經參照表 1 及圖 1 知，本研究參試材料單株穀產量之遺傳體系內，單株穀產量低者對高者爲相對顯性；親本臺農67號（P3）與臺中65號最偏離原點，Pb（P6）與Nakkhaongo（P7）最接近原點，肯定就單株穀產量言，臺農67號及臺中65號具最多之隱性增量基因，Pb及 Nakkaongo 等兩品種具有最多之顯性減量基因。本性狀具顯性主效基因羣數估値 $h^2/H_2=0.59$，可推測可能尚有一對控制單株穀產量之顯性基因發揮若干顯性程度。按當有關基因僅具些許或無顯性時，此不值易檢出[27]；而當諸顯性基因效應符號正負相異時[27]、或有互補基因作用時、[17] 或n個基因座之效應不等或爲非單方向顯性時[6]，此值易低估。本研究估得供試材料之單株穀產量的廣義遺傳率値雖高。但因有關基因效應中，顯性效應顯著地大於累加性效應（表 4），故狹義遺傳率値則低，提示本性狀之表現型變異，基因之顯性效應爲主要之遺傳成分，對供試材料雜交後裔就單株穀產量進行早世代選拔時效果不大。

Table 5. Estimates of genetical systems for grain yield, biological yield and harvest index in a diallel crosses of rice.

Estimates	Grain yield		Biological yield		Harvest index	
	Seven-parent	Nine-parent	Seven-parent	Nine-parent	Seven-parent	Nine-parent
$(H_1/D)^{1/2}$						
By graphic	1.36	1.34	1.16	1.69	1.54	1.30
By variance	1.35	1.33	1.13	1.69	1.54	1.30
$H_2/4H_1$	0.20	0.20	0.18	0.20	0.20	0.19
Kd/Kr	1.13	1.31	2.02	1.99	1.15	1.29
h^2/H_2	0.59	0.72	0.13	0.12	0.41	0.60
Heritability (%)						
Broad-sense	95	98	91	91	98	99
Narrow-sense	46	61	50	27	63	67
r of $(W_r+V_r)/Y_r$	0.78*	0.68*	0.33ns	0.24ns	0.39ns	0.28ns

* : Statistically significant at 5% probability level.
ns : Non-significant.

本研究生物產量之 $D-H_1$及H_2等遺傳成分均極顯著地異於零，表示本性狀有關基因之累加性效應（D）與顯性效應（H_1及H_2）兩遺傳成分對稻株生物產量之表現極爲重要。但因本性狀累加性效應與顯性效應之差値（$D-H_1$）爲負値，且達 5 %之顯著水準，故知控制稻株生物產量之有關基因的顯性效應顯著地大於累加性效應。本狀之 F成分爲顯著之正値，顯示供試全互交親本遺傳體系中，顯性等位基因多於隱性等位基因。H_1成分大於H_2成分；且提供評估親本間目標性狀正（u）與負（v）等位基因平均頻度之$H_2/4H_1=0.18$（表 5），遠低於正負等位基因平均頻度相等（$u=v=0.5$或$H_2=H_1$）之極限値0.25，因認定親本間有關稻株生物產量之正與負等位基因平均頻度之分布不等。環境效應（E）爲與零無顯著差異之正値，故知本試驗重覆間之差異甚微。經藉回歸圖解與變方分析估得稻株生物產量之平均顯性程度値皆大於 1，而Wr依Vr而變之回歸直線切Wr軸於原點下方，總此可知參試



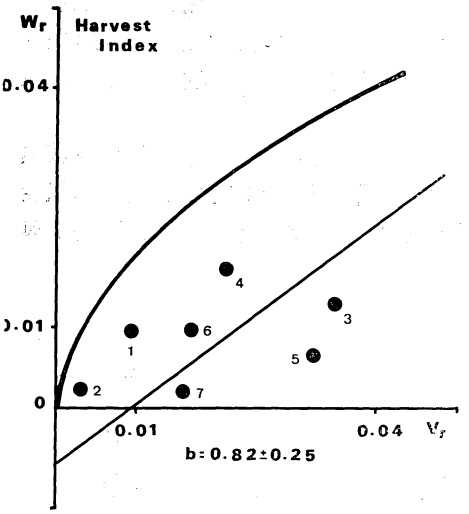


Fig. 1. W_r on V_r graphs for grain yield, biological yield and harvest index.
Parental arrays : 1-Koshihikari, 2-Toyo-nishiki, 3-Tainung No. 67, 4-Taichung No. 65, 5-Pegonil, 6-Pb, 7-Nakkhaongo.

親本支配稻株穀產量之有關基因呈超顯性。本性狀親本顯隱基因總數之比值 kd/kr＝2.02，認定本研究供試材料關係稻株生物產量之基因羣中，顯性基因之總數約爲隱性基因總數之兩倍。供試全互交親本稻株生物產量之序列親本計量（Yr）與其對應（Wr+Vr）值之相關雖爲正值，但未具統計意義，此即表示諸供試全互交親本有關稻株生物產量之遺傳體系中，顯性方向屬雙方向 (ambidirection)，而與全互交表變方分析中本性狀不顯著之 b_1值（表 2）所提示之本性狀之顯性方向非爲單方向顯性之結果相呼應。經參照表 1 及圖 1 知，生物產量中等者對高者及低者爲相對顯性。本性狀具顯性主效基因羣值估值 $h^2/H_2=0.13 \div 0$，表示稻株穀產量似無主效基因羣存在。按當有關基因僅具些許或無顯性作用時，此值不易檢出 [27]，而當諸顯性基因效應符號正負相異時 [27]，或有互補基因作用時 [17]，或n個基因座之效應不等或非爲單方向顯性時 [6]，此值易被低估。本研究估得稻株生物產量之廣義遺傳率值雖高，但狹義遺傳率值則低（表 5），此表示本性狀之表現型變異，基因之顯性效應較累加性效應者爲重要，而與表4 D-H_2之值爲顯著之負值相呼應。

收穫指數之累加性 (D) 與顯性效應 (H_1及H_2) 等遺傳成分均極顯著(表 4)，表示累加性與顯性效應對水稻收穫指數之表現至爲重要。D-H_1 值爲負值， 但未達 5 %顯著水準，指出支配收穫指數之

有關基因的顯性效應可能大於累加性效應，但其差值則未具統計意義。本性狀 F成分爲正值，但與零無顯著差異存在，因知參試全互交親本支配收穫指數之遺傳體系中，顯性等位基因等於隱性等位基因數。H_1成分大於H_2成分，而提供評估親本間目標性狀正 (u) 與負 (v) 等位基因平均頻度之 $H_2/4H_1 = 0.20$（表 5），遠低於正負等位基因平均頻度相等之極限值0.25，故可推定親本間有關收穫指數之正與負等位基因平均頻度之分布不等。環境效應（E）爲不顯著之正值，表示本試驗重覆間之差異甚微。經藉迴歸圖析與變方分析估得收穫指數之平均顯性程度值〔$(H_1/D)^{1/2}$〕大於 1；而本性狀親一子共變方（Wr）依親本變方（Vr）而變之迴歸直線切 Wr 軸於原點下方，綜此可知供試親本支配收穫指數之有關基因呈超顯性。本性狀親本收穫指數顯隱基因總數之比值 kd/kr = 1.15，認定本研究參試材料支配收穫指數之基因羣中，顯性基因之總數與隱性基因之總數相等。此結果與表 4 不顯著之 F成分所蘊含之意義相一致。參試全互交親本收穫指數之序列親本均值（Yr）與其對應親本顯性次序（Wr + Vr）值之相關係數爲不顯著之正相關，此即表諸參試親本有關收穫指數之遺傳體系中，顯性方向爲雙方向，恰與全互交表變方分析中，本性狀不顯著之b_1值（表 2）所顯示之本性狀之顯性方向不爲單方向顯性之結果相對應。經參照表 1 及圖 1 知，收穫指數高者與低者對中等者爲相等顯性。本性狀具顯性主效基因羣數無法估出（$h^2/H_2 = 0.41$），按當諸顯性基因效應符號正負相異時[27]，或有互補基因作用時[17]，或n 個基因𡇠之效應不等或非爲單方向顯性時[6]，此值易被低估，而當有關基因僅具些許或無顯性作用時，此值不易被檢出[27]。本研究估得收穫指數之廣義遺傳率雖高（表 5），但狹義遺傳率值仍低（表 5），但與單株穀產量及生物產量相比較，則收穫指數之狹義遺傳率值則爲本研究三被評估性狀中之最高者。

表 6 爲諸主要農藝性狀與單株穀產量、生物產量及收穫指數之簡單相關係數，就穀產量言，其與抽穗期、穗數、一穗穎花數、完整米率、生物產量及收穫指數成極顯著正相關；與株高及諸穀粒狀性成極顯著負相關。生物產量則與抽穗期、株高、穗數、一穗穎花數、完整米率及穀產量成正相關；與

Table 6. Simple correlation coefficients among traits studied.

Traits	Grain yield	Biological yield	Harvest index
Heading date	0.30**	0.55**	0.11ns
Plant height	−0.37**	0.16*	−0.44**
Panicle number	0.43**	0.18*	0.38**
Spikelet number	0.53**	0.41**	0.40**
Grain thickness of brown rice	−0.23**	−0.10ns	−0.19*
Grain lengthof brown rice	−0.35**	−0.20**	−0.28**
Grain width of brown rice	−0.49**	−0.05ns	−0.48**
Length/width of brown rice	−0.23**	−0.22**	−0.16*
1000-grain weight	−0.39**	−0.15**	−0.35**
Head rice rate	0.55**	0.24**	0.48**
Grain yield	—	0.34**	0.92**
Biological yield	0.34**	—	0.10ns
Harvest index	0.92**	0.10ns	—

**, *··Statisticallly significant at 1% and 5% probability levels, respectively.

ns··Non-significant,

穀粒性狀概爲負相關；與收穫指數之相關雖爲正値，但不顯著。收穫指數則與株高及諸穀粒性狀成極顯著或顯著之負相關；與穗數、一穗穎花數、完整米率及穀產量成極顯著之正相關。

討 論

就生理觀點言，水稻大粒種源之利用被認爲是提高臺灣現階段稻作單位面積產量之可能方法之一[30,31]。但因現存水稻大粒種源往往集團乾物質產量較少[11,31]，其或爲一穗穎花數少[11,18,19,31]、或屬穗數少[11,31]、或係植株高大易倒伏[14,19]，很難直接利用。爲提供水稻大粒品種選育之遺傳基礎知識，乃進行本項系列研究，全面探討抽穗期、株高、每株穗數、一穗穎花數、4穀粒性狀、單株穀產量、生物產量及收穫指數等性狀之遺傳行爲，以爲將來進行水稻大粒品種選育之參考。

Li[22] 以6×6全互交分析單株穀產量之遺傳，發現有關單株穀產量之累加性效應不顯著，顯性效應極顯著，且遠大於累加性效應；顯性程度呈超顯性；顯性方向呈單方向顯性。曾[7] 以大小粒重爲材料4×4全互交分析結果大致與Li[22] 之結果類似，惟曾[7] 之結果則指出累加性與顯性效應對單株穀產量之表現均至爲重要。至於遺傳率方面 Chang and Li[12]、Li[22] 及曾[7] 均發現單株穀產量之遺傳率均低。經援此學者們[7,22] 之數據對照本研究之主要結果（表4及表5）發現，本研究獲至單株產量之遺傳行爲與曾[7] 者較一致，推測係因爲本研究及曾[7] 之研究係同以大小粒水稻材料供試之故。

有關水稻收穫指數遺傳行爲之探討甚少見諸報告[5]，梁[5] 利用世代平均値法分析水稻7個組合收穫指數之遺傳，發現高×低收穫指數組合中，低收穫指數爲部份顯性；多數組合，其基因作用主要爲累加性效應，少數組合中，顯性作用亦扮演重要角色；並發現有若干非對立基因間之交成作用存在。此等結果有與本研究相類者，有與本研究相異者。唯嚴格言之，梁[5] 與本研究不僅使用之分析方法不同，且在供試材料之選擇上亦不同，梁[5] 係基於收穫指數之高低，本研究則著眼穀粒大小爲主。故兩者分析結果相一致固可對照；結果相異自不意外。

由全互交表變方分析之結果顯示，單株穀產量、生物產量及收穫指數等三個被報告性狀之親本間之顯性效應雖均存在（b變因極顯著，表2），但導致此親本間顯性效應存在之誘因則不同。單株穀產量之顯性效應係綜合平均顯性效應（或單方向顯性，即b_1變因顯著，表2），遺傳基因頻度不等之顯性效應（b_2變因顯著，表2）及特殊顯性效果（或不歸諸b_1及b_2之各基因間之交感效應所呈現之顯性效應，b_3變因顯著）等3個次變因之效應而得；而生物產量與收穫指數之顯性效應則僅均由遺傳基因頻度不等時之顯性效應及特殊顯性效果等兩類次變因效應之綜合成果。故知，此三性狀雖均具顯性效應存在，但此顯性效應組成之次變因則單株穀產量者與生物產量及收穫指數者不同，此結果析與經進一步遺傳成分分析所得三性狀顯性成分H_1、H_2及h^2之顯著情形相類似（表4）。單株穀產量之遺傳組成中，肇因於基因顯性作用之顯性成分H_1，基因正負效應分布不均而顯示之顯性之顯性成分H_2及所有基因座之顯性效應（所有組合內異型結合態全部基因座顯性作用之代數和）之顯性成分h^2均顯著地異於零，但生物產量及收穫指數之H_1、H_2及h^2等三個顯性成分中，則均僅H_1及H_2等兩個顯性成分顯著。綜此全互交表之變方分析（表2）及各遺傳成分之估算可確定，被報告三性狀各該有關遺傳基因之若干基因座上，顯性擔任相當重要之角色，但其由來之次變因則不同。同時表5顯示被報告三性狀之遺傳系統亦不盡相同，在親本顯隱基因總數方面，單株穀產量及收穫指數等兩性狀之各該顯隱基因總數約相等，生物產量方面則不等；在各該性狀顯性方向方面，則單株穀產量爲單方向顯性，生物產量及收穫指數爲雙方向顯性（表2及表5）；單株穀產量及生物產量之顯性效應皆顯著地大於累加性效應，收穫指數者顯性效應與累加性效應無顯著差異存在（表4）。總此可證，收穫指數雖係由單株穀產量與生物產量等兩個絕對性狀之比値而得之一種導出性狀，但其遺傳模式則與其由來之兩個絕對性狀不同。

單株穀產量之遺傳率極低[7,1,22]，故一般育種均避免在初期世代進行產量選拔，學者基於導出性狀之遺傳率較絕對性狀爲高，故建議在育種初期世代即利用與產量有高度相關之導出性狀行產量之選

拔[10]。本研究之結果也顯示單株穀產量之狹義遺傳率爲此三性狀中之最低者，收穫指數爲最高者（表5）；同時單株穀產量與生物產量及收穫指數成極顯著之正相關，且單株穀產量與收穫指數之相關係數更高達0.92（表6），而與生物產量之相關係數則爲0.34（表6），可知在本研究供試親本之雜交後裔中，就產量之選拔以收穫指數行間選拔應是一可行之方法，但因單株穀產量與生物產量之相關係數顯著，但較其與收穫指數者相對爲低，且生物產量與收穫指數無顯著之相關關係（表6），故周延之育種選拔性狀應是以收穫指數爲主，生物產量爲輔。此種結果恰與 Donald ad Hamblin[13] 歸納而得之生物產量與收穫指數是禾穀作物育種選拔之兩個簡單有效之選拔指標的建議相一致。梁[5]指出改艮與傳統之株型品種在重氮肥與密植下發現收稻指數與穀產量和全株乾重間之相關均有減低之趨勢，其改變値則以改艮之高收穫指數品種較傳統低收穫指數者爲低，顯示高收穫指數之改艮品種對環境之穩定性較大，因建議重氮肥與密植之環境爲選拔收穫指數高低之適宜的選拔環境。本所之數據則認爲重氮肥與密植[9]或重氮肥與正常行株距[8]下爲各重要農藝性狀合適之選拔環境。本研究之數據則在一般生育條件下所得，是否在重氮肥與密植下會有變化則不可考。

引用文獻

1. 郭益全・1981・水稻臺農67號產量潛能之研究。I 產量構成要素之表現・中華農業研究30（3）：215—218。
2. 郭益全 劉清・1986・大粒水稻之遺傳研究・I.抽穗期、高株、每株穗數及一穗穎花數之遺傳・中華農業研究35（1）：1—10。
3. 郭益全 劉清・1986・大粒水稻之遺傳研究・II.穀粒性狀之遺傳・中華農業研究35（4）：401—412。
4. 郭益全 劉清・1987・米飯物理特性之遺傳・中華農業研究36（1）：1—14。
5. 梁坤晃・1980・水稻收穫指數之遺傳與環境效應及其與農藝性狀間之相關・國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。
6. 湯文通・1967・全互交法・作物育種之原理與實施・臺大農學院。
7. 曾美倉・1977・水稻粒重、粒型及其他數量性狀之全互交分析・臺大農學院研究報告17（2）：78—90。
8. 臺灣省農業試驗所年報・1970・民國58年年報・P56・農試所・臺北。
9. 臺灣省農業試驗所年報・1971・民國59年年報・PP65—66・農試所・臺北。
10. 廖雲英 鄔宏潘・1975・導出性狀之遺傳率及其選拔・科學農業23（3—4）：87—89。
11. 魏夢麗 劉大江・1984・不同粒重水稻品種之農藝與生理性狀之比較・中華農業研究33（4）：363—371。
12. Chang, T. T. and C. C. Li. 1980. Genetics and breeding *In* Rice: production and utilization (Dr. Luh, B. S. ed.). pp 87-146. AVI. Westport, Conn. USA.
13. Donald, C. M. and J. Hamblin. 1977. The biological yield and harvest index of cereal as agronomic and plant breeding criteria. Adv. Agron. 28 : 361-405.
14. Fujita, K., V. P. Coronel and S. Yoshida. 1984. Grain-filling characteristics of rice varieties (*Oryza sative* L) differing in grain size under controlled environmental conditions. Soil Sci. Plant Nutri. 30 : 445-454.
15. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Aust. J. Bio. Sci. 9 : 463-493.
16. Hayman, B. I. 1954. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10 : 235-244.
17. Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39 : 789-809.
18. International Rice Reasearch Institute. 1977. Annual report for 1976. pp17-26. Los Banos, Manila, Philippines.
19. International Rice Reasearch Institute. 1978. Annual report for 1977. pp 14-26. Los Banos, Manila, Philippines.
20. Jinks, J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* variaties, Genetics 39 : 767-788.

21. Khan, M. A. and S. Tsunods. 1970. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characterers among cultivated wheat species and its wild cultivar. Japan J. Breed. 20 : 133 –140.

22. Li, C. C. 1975. Diallel analysis of yield and its components traits in rice (*Oryza sativa* L). J. Agric. Assoc. China (NS) 92 : 41–56.

23. Mather, K. and J. L. Jinks. 1971. Diallels. *In* Biometrical genetics. pp249–284. Cornell University Press, Ithaca, USA.

24. Mather, C. E. and V. Poysa. 1983. Griffing and Hayman diallel analyses of protein and lysine content of spring triticale. Can. J. Genet. Cytol. 25 : 384–389.

25. Niciporovic, A. A. 1956. 15th Timirjazev lecture. Timirjazev Inst. Plant Physiol. USSR. Acad. Sci. Moscow. (Trans. Dept. Sci. Ind. Res. Great Britain, 1959). Cited by Singh, I. D. and N. C. Stoskopf. 1971.

26. Niciporovic, A. A. 1960. Photosynthesis and the theory of obtaining high crop yield. Field Crop Abstr. 13 : 169–175. Cited by Singh, I. D. and N. C. Stoskopf. 1971.

27. Povilatis, B. 1966. Diallel cross analysis of quantitative characters in tobacco. Can. J. Genet. Cytol. 8 : 336–346.

28. Snigh, I. D. and N. C. Stoskopf. 1971. Harvest index in cereal. Agron. J. 63 : 224–226.

29. Tsunoda, S. 1959. A developmental analysis of yielding ability in varieties of field crops. I. Leaf area per plant and leaf area ratio. Japan. J. Breed. 9 : 161–168.

30. Wei, M. L., M. C. Shen, C. S. Chen and D. J. Liu. 1982. Physiological studies of rice tillers. I. Partition of dry matter, nitrogen and total nonstructural carbohydrates during grain-filling. Proc. Natl. Sci. Counc. ROC (A) 6 : 190–196.

31. Wei, M. L., Y. C. Kuo and D. J. Liu. 1984. Physiological studies of rice tillers. II. Productivity of varieties differing in grain volume. J. Agric. Res. China. 33(1) : 12–23.

Genetic Studies on Larger Kernel Size of Rice

III. Inheritance of Grain yield, Biologlcal yield and Harvest index[1]

Yih-chuan Kuo and Ching Liu[2]

Summary

The inheritance or grain yield, biological yield and harvest index for larger kernel size or rice were studied by mean of a 9 X 9 diallel crosses including parents and reciprocal crosses. Date from the F_1 generation and parents were analyzed using the Griffing and the Jinks-Hayman methods of diallel analyses. The genetic variations of these three traits were significant among the parents. Both additive and dominance effects were important for all these traits. Furthermore, dominace effects were significantly larger than additive effects for these traits except that for harvest index that additive and dominance effect was about equal. Highly significant general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) effects were observed for these traits. The GCA effects were more important than SCA effects, the ratio being 4 : 1. Maternal effects existed in all these traits. Degrees of dominance of all these traits estimated by graphic and variance analyses showed over-dominance. The average frequency of positive and negetive allel in parents were about equal for all traits. Number of dominance genes exceeded recessive genes for biological yield. Onthe other hand, both number of dominance and recessive genes were equal for grain yield and harvest index. Directions of dominance evaluated by regression plotting and correlation coefficient between Y_r and (W_r+V_r), were toward lower grain yield for grain yield and ambi-directions for biological yield and harvest index. Estimated heritabilities for all these traits were low.

1. Contribution No. 1331 from Taiwan Agricultural Research Institute.
2. Assistant Agronomist and former Senior Statistician (now, Professor, Deprtment Agronomy, National Taiwan University) respectively, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taching Hsien, Taiwan 41301, ROC